Bonner zoologische Beiträge	Band 53 (2004)	Heft 1/2	Seiten 149–163	Bonn, Juni 2005

Analyse der biologisch-ökologischen Ursachen der Evolution der gastroneuralen Metazoa – Testen einer phylogenetischen Hypothese[1]

Klaus Peter SAUER & Harald KULLMANN
Institut für Evolutionsbiologie und Ökologie, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Germany

Abstract. The goal of our paper is to test the validity of the phylogenetic hypothesis built by AHLRICHS (1995) concerning the evolution of the gastroneuralian metazoa. While phylogenies are historical-narrative explanations of the evolutionary history of groups of organisms, the evolutionary theory and the mechanisms and processes of the evolutionary change are nomological-deductive explanations of the organismic evolution. Because phylogenies completely depend on the working evolutionary mechanisms and processes, phylogenetic hypotheses must be based on and tested against the theory of evolution. Answering the question *"Why are gastroneuralian metazoa?"* requires a functional-adaptive (nomological-deductive) analysis of the key characters evolutionary responsible for building the ecological zone of the gastroneuralian stem species. Those functional-adaptive analyses are an essential part for testing the validity of phylogenetic hypotheses. By our analysis of the key characters of the gastroneuralian metazoa the hypothesis of the monophyletic origin of the Gastroneuralia could not be falsified.

Key words. Gastroneuralia, Bilateria, phylogeny, evolution, nomological-deductive explanation, historical-narrative explanation, functional-adaptive analysis, key characters

1. PROLOG

Wir verfolgen hier das Ziel, die Evolution des Taxon Gastroneuralia (= Nemathelminthes + Spiralia, sensu AHLRICHS 1995) kausal zu erklären. Der geneigte Leser möge jedoch keine vollständige und abgeschlossene Erklärung der Evolution der Gastroneuralia erwarten. Der nachfolgende Aufsatz ist vielmehr als Einübung in eine umfangreichere Bearbeitung des Problems zu sehen.

Die Kausalanalyse der Evolution höherer Taxa umfasst nach BOCK (1981) zwei wichtige Schritte: 1. die Entwicklung einer phylogenetischen Hypothese und 2. die funktional-adaptive Analyse der Schlüsselmerkmale des Taxon, dessen Evolution erklärt werden soll. Vor allem der zweite Schritt – die Merkmalsanalyse – ist von besonderer Bedeutung, da diese einen Test der phylogenetischen Hypothese ermöglicht und die Grundlage für die Abschätzung der Validität der phylogenetischen Hypothese darstellt. Die in den Phylogenien verschiedener Taxa zum Ausdruck kommenden „Genealogien" sind Abstraktionen der zurückliegenden Evolutionsgeschichte. Phylogenien sind daher eine Form von historisch-narrativen Erklärungen (NAGEL 1961; HEMPEL 1965, 1977; BOCK 1981) der Evolutionsgeschichte.

Bei der Rekonstruktion einer Phylogenie treffen wir zunächst auf ein rational-empirisches Verfahren, das nicht kausalanalytisch einsetzt, sondern vergleichend zur Erkenntnis gelangt. Dieser vergleichend formenkundliche Frageansatz beruht auf der abgestuften Gestaltähnlichkeit der Organismen und beinhaltet die Ursachen dieser Gestaltähnlichkeit sowie deren historisches Gewordensein zunächst nicht. Vielmehr arbeitet der morphologische Frageansatz mit der Vorstellung von der Vergleichbarkeit der Gestalten und mit der Möglichkeit, einzelne Arten in Gruppen und diese Gruppen wiederum in umfassenderen zusammenfassen zu können, wobei ein hierarchisch-enkaptisches System entsteht, in dem jede Gruppe durch gemeinsame Gestaltmerkmale gekennzeichnet ist. Die auf diese Weise formulierten Abstammungshypothesen sind, wie alle wissenschaftlichen Hypothesen, theoriebelastet. Seit Charles DARWIN (1859) seine Theorie der organismischen Evolution in seinem revolutionären Werk *On the Origin of Species by Means of Natural Selection* veröffentlicht hat, müssen phylogenetische Hypothesen auf der Theorie der organismischen Evolution begründet sein.

In vielen kladistischen Untersuchungen gehen die Autoren dagegen immer noch davon aus, dass phylogenetische Systematisierung und Evolutionsbiologie voneinander unabhängig sind. Dieser Ansicht scheint auch AX zu sein (1984, S. 59), wenn er schreibt: „Das Verfahren der phylogenetischen Systematisierung von Organismen ist unabhängig von jeglicher Vorstellung über kausale Mechanismen der Evolution, gleichgültig, ob es sich um das Hypothesengebäude der ‚synthetischen Theorie der Evolution' ... handelt, um Erweiterungen und Veränderungen dieser Theorie oder um Alternativen zu ihr...",

1 Clas Michael Naumann zu Königsbrück (26.06.1939 – 15.02.2004) zum Gedenken

und er fährt fort (AX 1984, S. 136): „Die Ordnung der Produkte der Phylogenese und die Wiedergabe ihrer Verwandtschaftsbeziehungen in einem phylogenetischen System ist rational und methodologisch unabhängig von der Kenntnis der Mechanismen, welche die evolutiven Veränderungen in den Populationen von Arten und den Prozess der Phylogenese steuern."

Wir befinden uns in scharfem Gegensatz zu dieser Auffassung. Wir sind vielmehr davon überzeugt, dass es wenig befriedigend ist, ja gegen die Regeln der Naturwissenschaft verstößt, eine Abstammungshypothese nur auf dürren Apomorphien – manchmal nur einer einzigen – zu begründen, ohne diese Hypothese an der beobachtbaren Realität und den dem evolutiven Wandel zugrunde liegenden Mechanismen (= Prozessen) zu testen. Es ist unbestritten, dass man ausschließlich auf der Grundlage des vergleichend formenkundlichen Frageansatzes (der Suche nach Homologien und ihrer Wertung) die genealogischen Beziehungen der Organismengruppen untereinander rekonstruieren kann (s. o.). Heraus kommt ein formales System von Dichotomien, dessen Knotenpunkte mehr oder weniger gut durch Apomorphien gestützt sind. Die Ermittlung eines solchen Systems ist der Versuch, die Folge von Ereignissen und Änderungen zu beschreiben und in eine chronologische Ordnung zu bringen. Dabei entsteht jedoch ein Baum ohne Blüten und Blätter, ein Skelett ohne Fleisch und Blut. Kladisten, vor allem aber solche, die sich molekularer Methoden bedienen, begnügen sich allzu oft mit diesem Stand der historisch-narrativen Erklärungen (s. u.).

Phylogenien sind wissenschaftliche Erklärungen (NAGEL 1961; HEMPEL 1965, 1977; BOCK & VON WAHLERT 1963; BOCK 1981; SZALAY & BOCK 1991) eines Satzes von Beobachtungen und müssen auch als solche auf der zugrunde liegenden Theorie der organismischen Evolution beruhen und vor allem auch gegen diese getestet werden (BOCK 1981; SZALAY & BOCK 1991). Es ist selbstverständlich entscheidend für eine Phylogenie, wie die Organismen evolviert sind. Eine Phylogenie beruht vollständig auf den bekannten Mechanismen der Evolution und nicht lediglich auf der Hypothese, dass evolutiver Wandel stattgefunden hat.

Die Evolutionstheorie und die Mechanismen des evolutiven Wandels sind nomologisch-deduktive Erklärungen der organismischen Evolution (BOCK & VON WAHLERT 1963, BOCK 1981; eine ausführliche Diskussion der nomologisch-deduktiven Erklärung findet man bei NAGEL 1961 und HEMPEL 1965, 1977).

Mit der von ihm entwickelten Hypothese der Phylogenie der Gastroneuralia versucht AHLRICHS (1995) die Evolutionsgeschichte dieser Gruppen zu erklären. Da phylogenetische Hypothesen auf der Theorie der Evolution beruhen, müssen sie auch gegenüber dieser getestet werden, d.h. nomologisch-deduktive Erklärungen dienen dazu, historisch-narrative zu testen (s.u.). Damit gelangen wir zu einer *erklärenden (evolutionären) Phylogenetik*. BOCK & VON WAHLERT (1963) haben dieses Konzept der erklärenden Phylogenenetik entwickelt (siehe dazu auch OSCHE 2002). Sie unterscheiden drei Aspekte evolutionsbiologischer Untersuchungen: 1. Die reine Beschreibung von phyletischen Linien von Organismen und ihre chronologische Ordnung. Eine solche historische Studie kann man als *Phylogenetik* bezeichnen. 2. Die Untersuchung der Mechanismen des evolutiven Wandels einschließlich ihrer Ursachen und Konsequenzen. Diese Analyse der Mechanismen des evolutiven Wandels haben BOCK & VON WAHLERT (1963) als *Studium der Evolutionsprinzipien* bezeichnet. Dieser Aspekt ist, obgleich mit historischen Gegenständen befasst, keine historische Untersuchung. 3. Die möglichst vollständige, auf den Mechanismen der Evolution beruhende Erklärung der Ereignisse und des evolutiven Wandels in den phyletischen Linien der Organismen. Diesen Aspekt bezeichnen BOCK & VON WAHLERT (1963) als *erklärende (evolutionäre) Phylogenetik*. Diese ist eine historische Disziplin.

Wenn man die Entstehung neuer Gruppen, wie hier z.B. die der Gastroneuralia erklären will, dann muss man nach den Ursachen von deren Ursprung suchen; dabei müssen die bekannten Mechanismen der Evolution berücksichtigt werden. Nur wenn eine solche Erklärungsprozedur vorliegt, ist man berechtigt, eine Untersuchung *„Die Evolution der ..."* zu nennen. Wir untersuchen hier *die Evolution der Gastroneuralia.*

2. DIE EVOLUTION DER GASTRONEURALIA

2.1. Der Ursprung der Gastroneuralia

Bei der Frage nach dem Ursprung der Gastroneuralia gilt es zunächst die Frage zu beantworten: *„Woher kommen die Gastroneuralia?"* Diese Frage ist gleichbedeutend mit der Suche nach der Schwestergruppe der Gastroneuralia und der Stammart dieser beiden Schwestertaxa. Es gilt aber auch die Frage zu klären: *„Warum gibt es Gastroneuralia?"* Die Beantwortung dieser Frage ist gleichbedeutend mit dem Versuch, die Selektionswirkungen, welche die Schlüsselmerkmale der Gastroneuralia begünstigt haben, kausal zu erklären. Wir suchen also nach autapomorphen Schlüsselmerkmalen, welche die *„ökologische Zone"* (GÜNTHER 1949, 1950) der Gastroneuralia erschließen halfen. Wir müssen daher die adaptive Bedeutung folgender Merkmale begründen (funktional-adaptive Analyse nach BOCK 1981):

1. eines lediglich Millimeter großen Körperhabitus,
2. eines kurzen und dünnen, wurmförmigen und äußerlich nicht weiter untergliederten Körpers,

3. einer Lebenslaufgeschichte der Individuen, die durch eine direkte Ontogenese und frühe Geschlechtsreife gekennzeichnet ist (r-Strategie),
4. eines dorsofrontalen Cerebralganglions,
5. von mehreren Längsnervensträngen, mit einem Paar ventrolateral gelegener Hauptnervenstränge,
6. Partnerfindung und -erkennung.

Diese Merkmale sind allen ursprünglichen Gastroneuralia (Gastrotricha [Nemathelminthes], Catenulida, Gnathostomulida [Spiralia] u.a.) gemeinsame Homologien, d.h. diese Merkmale traten bei der Stammart der Gastroneuralia erstmals bei allen Individuen gemeinsam auf (Autapomorphien sensu HENNIG 1982; Abb. 1 und 2). Zu diesem Ergebnis führt die Morphologie, die ihre Erklärung aus dem formenkundlichen Vergleich gewinnt. Die Erklärungen, die durch die vergleichende Formenkunde, die Morphologie, gewonnen werden, beruhen auf dem Homologieprinzip: *„Homolog sind Strukturen, deren nicht zufällige Übereinstimmung auf gemeinsamer Information beruht"* (OSCHE 1973). In unserem Fall handelt es sich um Information, die nur von den Eltern auf die Kinder übertragen worden sein kann (das gilt in der Regel nur für genetische Information).

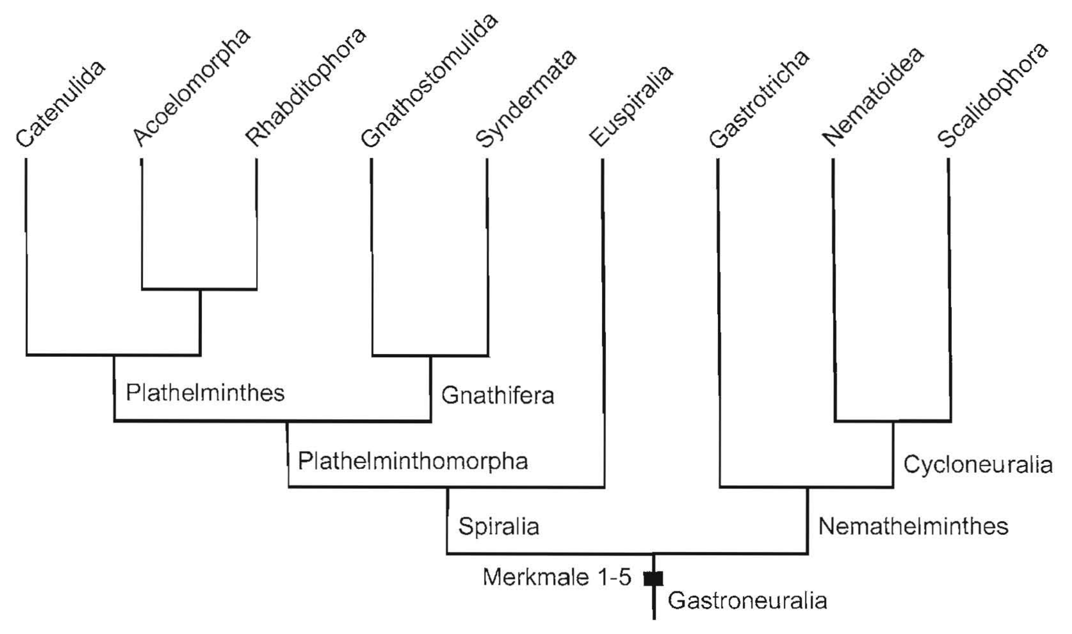


Abb. 1: Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Gastroneuralia kombiniert nach AHLRICHS (1995) und EHLERS (1985).

Zur Klärung der Frage: *„Woher kommen die Gastroneuralia?"* bedienen wir uns der Regeln der vergleichenden Formenkunde. Die auf dem Homologieprinzip beruhende Morphologie führt hier zu dem partikulären Allsatz: *Alle ursprünglichen Gastroneuralia (= ursprüngliche Nemathelminthes + ursprüngliche Spiralia) sind durch die oben genannten Merkmale 1 bis 5 gekennzeichnet.* Damit gewinnt in der historischen Evolutionsforschung das Homologieprinzip eine besondere Erklärungsqualität. Das gilt hier aber lediglich für die Erklärung des historischen Ursprungs der Gastroneuralia.

Die Regeln der Morphologie entsprechen denen der deduktiven Logik und erlauben Schlussfolgerungen (Theoreme) aus Prämissen (Axiomen) hervorgehen zu lassen. Die Morphologie ist durch ihre syllogistische Schlussweise ausgezeichnet. Der Syllogismus der traditionellen aristotelischen Logik besteht aus drei Sätzen, wobei zwei die Prämissen, der dritte Satz die Konklusion bilden. In unserem Fall können wir aus den beiden Vorsätzen:

1. Wenn ein Organismus die Merkmale 1 bis 5 besitzt, ist er ein ursprünglicher Gastroneuralier,
2. Gastrotricha haben die Merkmale 1 bis 5, schließen, dass
3. Gastrotricha ursprüngliche Gastroneuralia sind.

Der Mittelbegriff „Merkmale 1 bis 5" lässt die Gastrotricha als ursprüngliche Gastroneuralia erkennen.

Die Beantwortung der Frage: *„Warum gibt es Gastroneuralia?"*, also die Suche nach den Selektionswirkungen, welche die oben genannten Schlüsselmerkmale 1 bis 5 der ursprünglichen Gastroneuralia begünstigt haben, ist lediglich durch eine historisch-narrative Erklärung (NAGEL 1961; HEMPEL 1965, 1977) zugänglich. Bevor wir dieser Erklärung nachgehen, wollen wir zunächst die Abstammungshypothese, wie sie AHLRICHS (1995) entwickelt hat, näher betrachten und ein mögliches Schwestertaxon ermitteln (Abb. 1 und 2).

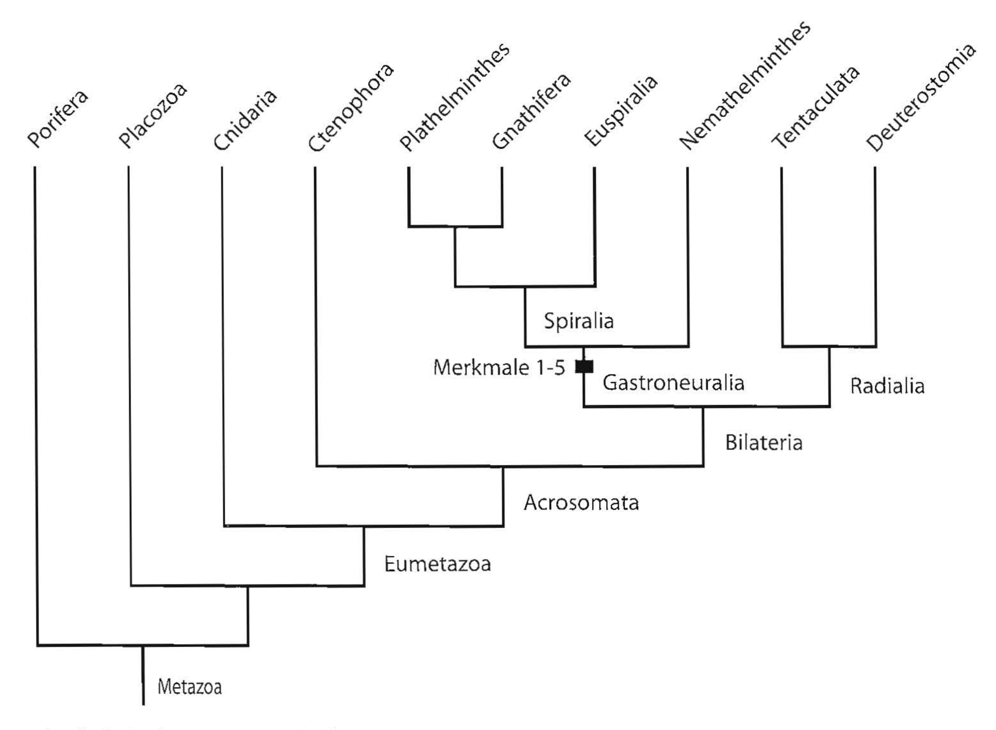


Abb. 2: Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Metazoa verändert nach AX (1995) und AHLRICHS (1995).

2.2. Die Grundmuster der Stammarten der Bilateria, Gastroneuralia und Radialia und ihre genealogischene Verknüpfung

Stellt man die Frage nach den Ursachen, die zur Evolution des Grundmusters der Gastroneuralia geführt haben, so ist es zunächst notwendig, dieses Grundmuster zu beschreiben und genau zwischen abgeleiteten Merkmalen, die in der Stammart der Gastroneuralia erstmals auftreten, und plesiomorphen Merkmalen zu unterscheiden, denn nur abgeleitete Merkmale können uns konkrete Hinweise auf die speziellen selektiven Bedingungen in der Stammlinie eines Taxon geben. Der Vergleich der grundplannahen Gruppen der Gastroneuralia liefert uns ein eindeutiges Bild: Sowohl bei den Gastrotricha (= Nemathelminthes), als auch bei den Gnathostomulida und Catenulida (= Spiralia) handelt es sich um mikroskopisch kleine Bewohner des Sandlückensystems (Mesopsammal) mit einem wurmförmigen Körper. Diese Infauna-Lebensgemeinschaft wird als Mesopsammon bezeichnet. Das Nervensystem besteht aus einem frontalen Gehirn und Längsnerven, wobei vor allem ein Paar ventrolateraler Hauptnervenstränge auffällt. Weiterhin zeigen alle basalen Gastroneuralia eine direkte Entwicklung ohne Larvenstadium.

Um zu entscheiden, ob es sich bei diesen Merkmalen um evolutive Neuerwerbungen der Gastroneuralia oder um das evolutive Erbe aus dem Grundmuster eines übergeordneten Taxon handelt, soll zunächst das Grundmuster des nächst übergeordneten Taxon, der Bilaterier, untersucht werden.

Glaubt man der überwiegenden Mehrzahl der aktuellen Lehrbücher zum Thema Spezielle Zoologie (z.B. AX 1995), so ist die Frage nach dem Grundmuster der Bilaterier heute relativ eindeutig beantwortet. Das dort geschilderte Grundmuster gleicht bis auf ganz wenige Details dem oben geschilderten Grundmuster der Gastroneuralia. Der letzte gemeinsame Vorfahr aller Bilaterier war demnach ein kleiner, bilateralsymmetrischer, wurmförmiger Organismus, der das Benthal vorzeitlicher Meere bewohnte. Als Konsequenz seiner wurmförmigen Gestalt hatten sich ein Vorder- und ein Hinterende ausgebildet, wobei das Vorderende zum einen durch die Mundöffnung, zum anderen durch eine Konzentration von Sinnes- und Nervenzellen („Gehirn") gekennzeichnet ist. Paarige Protonephridien erlaubten dem Urbilaterier eine verbesserte Osmoregulation und somit das Leben in Medien mit wechselnder Salinität.

Eine neue Qualität erhält in der Stammlinie der Bilaterier das Mesoderm, also die Strukturen zwischen Ekto- und Entoderm (BARTOLOMAEUS 1993). Während die Mesogloea der Cnidarier und Ctenophoren noch weitgehend aus extrazellulärer Matrix mit einzelnen, aus den angrenzenden Epithelien eingewanderten Zellen (z.B. i-Zellen = Stammzellen) besteht, findet sich bei den Bilateriern an dieser Stelle eine echte Gewebe formende Zellage, welche unter anderem für die Ausbildung eines

subepidermalen Hautmuskelschlauches aus (im einfachsten Falle) einer äußeren Ring- und einer inneren Längsmuskulatur verantwortlich ist. Auch über den Lebenszyklus scheint Klarheit zu bestehen: Die Stammart der Bilaterier hatte eine direkte Entwicklung ohne pelagisches Larvenstadium.

Unklarheit über das Grundmuster der Bilaterier besteht nach diesem Szenario nur in einigen wenigen Punkten, vor allem in der Frage nach dem Vorhandensein oder Fehlen von After oder primären bzw. sekundären Leibeshöhlen.

Während sich einige dieser Merkmale bei einem Vergleich der ranghöchsten Taxa der Bilaterier tatsächlich widerspruchsfrei für die Stammart aller Bilaterier postulieren lassen, so gibt es andere Merkmale, die bei genauem Hinsehen unserer Ansicht nach einer kritischen Überprüfung bedürfen. Widerspruchsfrei sind das Vorhandensein von Protonephridien, die neue Qualität des Mesoderms als gewebebildende Zellage und die grundsätzlich bilateral angelegte Körpersymmetrie. Problematisch scheinen uns vor allem die folgenden Punkte: Der Gesamthabitus (klein, wurmförmig, im Interstitium lebend), die Cephalisation am Vorderende und das Fehlen eines pelagischen Larvenstadiums.

Der Vergleich der beiden Gruppen Radialia und Gastroneuralia (die AHLRICHS 1995 ohne Begründung als Schwestergruppen annimmt; Abb. 2) zeigt auf den ersten Blick, dass sich wurmförmige, mikroskopisch kleine Sandlückenbewohner nur innerhalb des Taxon Gastroneuralia finden lassen. Auch das Fehlen eines pelagischen Larvenstadiums finden wir nur bei den grundplannahen Gruppen der Gastroneuralia. Anders verhält es sich hingegen bei den Radialia. Phoroniden und Deuterostomia sind makroskopische, sessil oder hemisessil lebende Organismen, deren Körper keinesfalls als wurmförmig beschrieben werden kann. Vielmehr erinnern diese Gruppen in Körperbau und Lebensweise an die Polypen der Cnidarier, und wie diese ernähren sie sich filtrierend mit Hilfe eines Tentakelapparates. Weiterhin zeigen Phoroniden und Deuterostomier, wie die Cnidarier, einen pelago-benthischen Lebenszyklus (JÄGERSTEN 1972) mit einer Schwimmlarve als Propagationsstadium. Auch eine Cephalisation mit vorne liegendem Gehirn ist nicht deutlich ausgeprägt, das Nervensystem ist als diffuser Nervenplexus ausgebildet (BULLOCK & HORRIDGE 1965; SAUER & HOCH 2002). Es ist kein zwingender Grund zu erkennen, warum diese Merkmale Neuerfindungen der Radialia sein sollten.

Vielmehr scheint es uns plausibel, dass vom Grundmuster der Eumetazoa bis hin zum Grundmuster der Deuterostomia ein makroskopischer, polypenähnlicher Habitus, ein pelago-benthischer Lebenszyklus und eine mit Hilfe eines Tentakelapparates filtrierende Lebensweise kontinuierlich beibehalten wurden. Das einzige problematische Taxon bei einem solchen Szenario sind die nicht sessilen Ctenophoren (Abb. 2). Zwar sind auch sie makroskopisch, auch sie ernähren sich mit Hilfe von Tentakeln und auch ihr Habitus lässt sich, analog der Meduse der Cnidarier, von einem polypenähnlichen Typ ableiten, allerdings besitzen sie eine direkte Entwicklung ohne Larve. Ihre von dem „normalen" radiären Furchungstyp der Cnidaria und Radialia abweichende biradiale Furchung lässt jedoch vermuten, dass die Entwicklung der Ctenophoren ein abgeleitetes Eigenmerkmal der Ctenophoren darstellt und unserer Argumentation somit nicht im Wege steht.

Durch das hier dargestellte Szenario erhält auch eine alte und von vielen für überholt angesehene Überlegung in leicht abgewandelter Form neue Aktualität. Im Laufe der Anagenese der Radialia könnten die Coelome, so wie bereits in der Archicoelomaten-Theorie (MASTERMAN 1898; REMANE 1950; JÄGERSTEN 1955; SIEWING 1969, 1980) vorgeschlagen, aus einer Trennung der hydrostatischen und der verdauenden Funktion des Gastrovaskularsystems, also aus Gastraltaschen hervorgegangen sein, wie sie bei Cnidariern ausgebildet sind und auch für die Stammart der Eumetazoa hypothetisiert werden. Die Bildung der Coelome aus Entodermzellen bei den Tentaculaten und aus Darmabfaltungen bei Deuterostomiern kann als Indiz hierfür gewertet werden. Anders verhält es sich bei den Coelomen der Euspiralier. Dass ihre Coelome nicht homolog zu den Coelomen innerhalb der Radialer sind, ist weitgehend anerkannt (z.B. BARTOLOMAEUS 1993). Vielmehr entstehen innerhalb der Euspiralia, vermutlich unabhängig, Coelome als Eigenbildungen der Taxa Nemertini, Mollusca und Articulata. Für ein Vorhandensein oder den Verlust von Coelomen im Grundmuster der Gastroneuralia gibt es keinerlei Hinweise.

Folgt man den hier ausgeführten Überlegungen, stellt sich das Grundmuster der Bilaterier wie folgt dar: Der Urbilaterier war ein makroskopisch großer, polypenähnlicher Organismus, der sich mit Hilfe eines Tentakelkranzes, auf Sedimentböden siedelnd, filtrierend ernährte. Das bedeutet, es hat in der Stammlinie der Bilateria ein *Lebensortwechsel* vom Hartsubstrat, wo die ursprünglichen Eumetazoa siedelten, auf Sedimentböden stattgefunden. Das Nervensystem ist diffus organisiert (BULLOCK & HORRIDGE 1965; SAUER & HOCH 2002) und der Lebenszyklus beinhaltet ein pelagisches Larvenstadium. Autapomorphien der Bilaterier sind eine bilateral angelegte Körpersymmetrie, Protonephridien und ein Gewebe bildendes Mesoderm, welches u.a. für die Ausbildung eines Hautmuskelschlauches verantwortlich ist. Dieses Grundmuster wird von den Deuterostomiern mit einigen wenigen Abwandlungen, vor allem der Ausbildung von Coelomen, übernommen.

Starke evolutive Veränderungen finden hingegen in der Stammlinie der Gastroneuralia statt. Ihre auffälligste Autapomorphie ist ein mikroskopisch kleiner, wurmförmiger Habitus, verbunden mit einen Wechsel des Lebensortes in das Sandlückensystem. Als Folge dieser Veränderungen ist es weiterhin zur Cephalisation und der Ausbildung von Längsnerven gekommen. Die Ursachen und der Verlauf der Evolutionsgeschichte der Bilateria, Gastroneuralia und Radialia sowie deren genealogische Verknüpfung können nur historisch-narrativ erklärt werden.

3. DIE HISTORISCH-NARRATIVE ERKLÄRUNG

3.1. Charakterisierung des Erklärungstyps

Zur Erklärung von Phänomenen des Lebendigen müssen in der Evolutionsbiologie *historische Faktoren* berücksichtigt werden. Aus diesem Grund treffen wir in dieser Disziplin auf den historisch-narrativen, den entwicklungsgeschichtlichen Frageansatz (NAGEL 1961; HEMPEL 1965, 1977). Jede phänotypische Gestalt, aber auch jede Form von ökologischer Interaktion der Individuen mit ihrer Umwelt ist das augenblickliche Endprodukt eines einmaligen historischen Prozesses. Die diesem Prozess zugrunde liegende Kausalität entzieht sich der unmittelbaren experimentellen Prüfung. Aus diesem Grund ist in diesem Zusammenhang eine andere als die nomologisch-deduktive Erklärungsprozedur erforderlich, nämlich die historisch-narrative. Dieses Erklärungsverfahren beschreibt ein zu erklärendes Merkmal, also auch jeden Typ von ökologischer Interaktion, als letztes Ergebnis einer einmaligen Entwicklungsfolge. Damit wird das betrachtete Phänomen durch Erzählen der aufeinander folgenden Entwicklungsstadien erklärt. Ziel einer historisch-narrativen Erklärung ist es, nachzuweisen, wie *„ein Zustand zum nächsten führt"* (HEMPEL 1965, 1977), wie also aufeinanderfolgende Zustände (Merkmalsausprägungen) *durch allgemeine Gesetzmäßigkeiten miteinander verknüpft sind.* Damit wird z.B. die Evolution eines jüngeren Zustands einigermaßen wahrscheinlich gemacht. Im Falle der Beantwortung der Frage: *„Warum gibt es Gastroneuralia?"* gilt es, die Selektionswirkungen zu rekonstruieren, welche die Entstehung der oben genannten Merkmale 1 bis 5 begünstigt haben. Historisch-narrative Erklärungen beinhalten also einerseits einen gewissen Anteil nomologischer Verknüpfungen, andererseits aber auch einen Anteil an Beschreibung. Dieses von NAGEL (1961) und HEMPEL (1965, 1977) entwickelte Erklärungsverfahren hat einerseits Ähnlichkeit mit dem nomologisch-deduktiven Verfahren und andererseits mit dem rein beschreibenden Verfahren. In der Praxis wird man diese beiden Verfahren nicht strikt trennen können. Auch wird man die aufeinander folgenden Zustände einer Entwicklungsfolge nicht vollständig auflösen können. Daher wird eine historisch-narrative Erklärung eine Vielzahl von Tatsachen und Ereignissen beschreiben, die sich über einen bestimmten Zeitraum verteilen.

Wir wollen hier prüfen, ob die Evolution der abgeleiteten Grundmustermerkmale der Gastroneuralia einer historisch-narrativen Erklärung zugänglich sind. Ist dies der Fall, dann gewinnt die phylogenetische Hypothese von AHLRICHS (1995) an Wahrscheinlichkeit. Um diese phylogenetische Hypothese zu testen, unterziehen wir die Schlüsselmerkmale der Gastroneuralia einer funktional-adaptiven Analyse (BOCK 1981).

3.2. Die funktional-adaptive Analyse der Schlüsselmerkmale der Gastroneuralia

Die Evolutionstheorie und die Mechanismen des evolutiven Wandels (z.B. Änderungen von Anpassungen) sind nomologisch-deduktive Erklärungen. Eine Phylogenie ist dagegen ein Versuch, die evolutionäre Geschichte einer bestimmten Gruppe – hier die der Gastroneuralia – zu rekonstruieren. Jedes dabei genutzte Merkmal ist das augenblickliche Endprodukt eines einmaligen historischen Prozesses. Die diesem Prozess zugrunde liegende Kausalität entzieht sich, wie bereits festgestellt, der unmittelbaren experimentellen Prüfung. Aus diesem Grund muss die Erklärungsprozedur von den Evolutionsmechanismen zur Phylogenie fortschreiten, d.h. nomologisch-deduktive Erklärungen können zum Testen historisch-narrativer Erklärungen herangezogen werden, niemals aber umgekehrt (BOCK 1981).

Im folgenden werden wir die Randbedingungen untersuchen, die zur *Kleinheit, direkten Entwicklung und frühen Geschlechtsreife* (Merkmale 1 bis 3) der Stammart der Gastroneuralia geführt haben. Dazu müssen wir die Umweltprobleme kennen, welche die Stammart der Gastroneuralia zu lösen hatte. Wir müssen versuchen, den ursprünglichen Lebensort und die ursprüngliche Lebensweise der Gastroneuralia zu rekonstruieren.

3.3. Rekonstruktion des ursprünglichen Lebensortes der Gastroneuralia

Zur Rekonstruktion des ursprünglichen Lebensortes der Stammart der Gastroneuralia müssen wir uns den rezenten Lebensort der Individuen der ursprünglichen Gruppen der Gastroneuralia näher ansehen. Die ursprünglichen Gruppen der Gastroneuralia sind die Gastrotricha, Catenulida, Gnathostomulida u.a. (siehe Abb. 1). Die Individuen der Arten dieser Gruppe sind lediglich 0,1 bis 1 mm lang und leben überwiegend in Sedimenten mit limitierter Sauerstoffverfügbarkeit. Die zu lösenden Umweltprobleme der Individuen dieser interstitiellen Fauna – der Meiofauna – gehen von der Korngröße der Partikel der Sedimente, vor allem aber von der limitierten *Sauerstoffverfügbarkeit* aus.

In den Sedimenten entwickeln sich anoxische Zonen. FENCHEL & RIEDL (1970) nannten diese anoxischen Zonen und die sie besiedelnden Organismen das „Sulfid-Biom". Dieses „Sulfid-Biom" wird vor allem durch die ursprünglichen Gastroneuralia gebildet. BOADEN & PLATT (1971) haben diese Lebensgemeinschaft das „Thiobios" genannt, ein Begriff, der allgemein angenommen worden zu sein scheint.

Wir haben hier nicht den Raum, um auf die umfangreiche Diskussion über die ursprüngliche Anaerobiose verschiedener Meiofauna-Arten bzw. der Metazoa überhaupt einzugehen (z.B. BRYANT 1991; FENCHEL & FINLAY 1995). Wir stimmen jedoch mit REISE & AX (1979) überein und weisen die Hypothesen, dass die Metazoen während des Präkambriums in anoxoischer Umwelt evolviert sein sollen, bzw. dass sich unter den ursprünglichen Gastroneuralia primär anaerobe Meiofauna-Arten befinden, entschieden zurück. Dieses Problem berührt unsere Überlegungen auch in keiner Weise (siehe unten).

Das sogenannte „Sulfid-Biom" hat eine scharfe Obergrenze, wo das Redox-Potential mit der Sedimenttiefe rapide von positiven zu negativen Werten übergeht. Diese Grenze wird als Redox Diskontinuitäts-Zone (RDZ) bezeichnet. Unterhalb dieser Grenze werden die Bedingungen anoxisch. Wenn das Redox-Potential negative Werte annimmt, so geht man davon aus, dass im allgemeinen kein O_2 mehr vorhanden ist. Im sauerstoffarmen Bereich dieser Zone leben allerdings zahlreiche Vertreter der ursprünglichen Gastroneuralia (FENCHEL & RIEDL 1970; HUMMON 1972; LASSERRE & RENAUD-MORNANT 1973; OTT & SCHIEMER 1973, WIESER et al, 1974; BOADEN 1975, 1977; HOGUE 1978; BOADEN & ELHAG 1984).

Ein solch harscher Lebensraum stellt seine Bewohner vor schwierige ökologische Probleme, vor allem durch die limitierte O_2-Verfügbarkeit. *Welches ist das präadaptive Plateau, das die Nutzung dieses an organischer Substanz und an „ungenutzten" Ressourcen reichen, jedoch starken Sauerstoffschwankungen unterworfenen Lebensraumes möglich gemacht hat?* Wie mag eine erbliche phänotypische Varianz in der Effizienz der Nutzung von O_2 bei geringem O_2-Partialdruck [pO_2] entstanden sein?

Um diese Fragen zu beantworten, müssen wir die Ausbildung und Entwicklung der Atmosphäre der Erde genauer ansehen (KASTING et al. 1992). Die Zunahme des O_2-Partialdrucks der Atmosphäre der Erde wurde in den letzten 50 Jahren intensiv diskutiert (NICHOLAS 1991, FENCHEL & FINLAY 1995). Bei welchem pO_2 in der Genese der Atmosphäre der Erde haben sich eine aerobe Biochemie und erste aerobe Organismen eingestellt? Unter welchem pO_2 sind die Stammarten der Metazoa, Eumetazoa, Bilateria, Gastroneuralia und Radialia entstanden? Die rezente O_2-Konzentration beträgt 1 PAL O_2 = 20.9 % ≅ 0.2 Atm [PAL 0_2 = present atmosphere O_2-level]. Vor 1.5 Milliarden Jahren hatte sich eine O_2-Konzentration von 0.01 PAL O_2 = 0.2 % ≅ 2 x 10^{-3} Atm. eingestellt. Dieser pO_2-Wert entspricht dem sogenannten *Pasteur-Punkt*, das ist die O_2-Konzentration, bei der amphiaerobe Organismen von aeroben auf anaeroben Stoffwechsel umschalten. Vor 1 Milliarde Jahren betrug der pO_2-Wert etwa 0.1 PAL O_2 ≅ 2 % (KASTING et al. 1992).

Es ist nicht unrealistisch, die Evolution der Bilateria vor einer Milliarde Jahren anzusetzen (BENTON & AYALA 2003). *Damit hat die noch früher anzusetzende Evolution der frühen Metazoa wie die der Bilateria bei geringerer O_2-Verfügbarkeit stattgefunden.*

Diese geringe O_2-Verfügbarkeit ist ein Umweltproblem, auf das es verschiedene organismische (adaptive) Antworten gibt. „Ziel" eines aeroben Organismus muss es sein, den limitiert verfügbaren Sauerstoff an die Erfolgsorgane zu bringen. Dieses „Ziel" kann grundsätzlich auf mehreren Wegen erreicht werden: 1. dadurch, dass die Diffusionsstrecke des Sauerstoffs durch dünne, einschichtige Epithelien, die allseits von sauerstoffhaltigem Meerwasser umgeben sind, so gering wie möglich gehalten wird (z.B. bei den Cnidaria, die auch in ihrem Gastrovaskularsystem Meerwasser enthalten; Abb. 2), 2. durch Kleinheit des Organismus (z.B. ursprüngliche Gastroneuralia; Abb. 1) oder 3. durch die Entwicklung eines O_2-Transportsystems, eines Kreislaufsystems, bei größeren Bilateria mit deutlich entwickeltem Haut-Muskel-Schlauch (z.B. bei den Phoronida, den altertümlichsten rezenten Radialia; Abb. 2). Den Zusammenhang zwischen pO_2, Respiration durch Diffusion des O_2 durch Gewebe und die Größen- bzw. Gewebsdickebegrenzung bei Organismen können wir quantifizieren und nomologisch-deduktiv erklären. Dazu bedienen wir uns einer Formel, die HILL (1929) entwickelt hat, welche den Radius eines Zylinders bestimmt, der O_2-Diffusion bis in das Zentrum erlaubt. In unserer Betrachtung setzen wir dabei voraus, dass ein möglicher zylinderförmiger Organismus, wie z.B. ein ursprünglicher Gastroneuralier a) eine konstante Stoffwechselrate besitzt und b) der pO_2 konstant ist. Diese Formel lautet

$$r_o = \frac{4k \times y_o}{a}$$

wobei

r_o = Radius

k = Diffusionskoeffizient von O_2 ins Gewebe (n. ATKINSON 8.4 x 10^{-4} cm^2/atm/h)

y_o = O_2-Partialdruck (atm)

a = Stoffwechselrate in cm^3 O_2/cm^3 Gewebe/h (konst.)

Die Stoffwechselrate ist aber ihrerseits größenabhängig. Diese Beziehung folgt nach NICHOLAS (1984, 1991) folgender Formel

$$\frac{Y}{X} = a(b-1)$$

Y = O_2-Verbrauch
X = Gewicht
a und b = Konstanten

ATKINSON (1976, 1980) nutzte publizierte O_2-Verbrauchswerte (Y) von freilebenden Nematoden und setzte b = 0.79 um die Rate a des O_2-Verbrauchs in Abhängigkeit von der Körpergröße zu bestimmen. Diese Betrachtung führt zu dem Ergebnis, dass ein Meiobenthos-Organismus mit einem Radius von 25 µm etwa 0.6 nl 0_2/mg Feuchtgewicht/h nutzt (NICHOLAS 1984, 1991). Das wiederum bedeutet, dass die aerobe Respiration eines Organismus mit einem Radius von 50 µm oder weniger solange nicht O_2-limitiert ist, wie der O_2-Partialdruck 15 mm Hg (= 10% = 0.1 $PALO_2$) der atmosphärischen Luft nicht unterschreitet (vor 0.5 bis 1.0 Milliarden Jahren; NICHOLAS 1991).

Durch unvorhersagbare O_2-Schwankungen war der Lebensort der ursprünglichen Gastroneuralia sehr instabil. Das führte dazu, dass es in den Populationen der diesen Lebensort bewohnenden Arten zu *dichteunabhängigen* und *unvorhersagbaren* Mortalitätsepisoden kam. Das hatte einen tiefgreifenden Einfluss auf die Lebenslaufgeschichte der Individuen der Arten, die einen solchen Lebensort nutzten. Solche unvorhersagbaren und dichteunabhängigen Mortalitätsepisoden führen zu r-selektierten Merkmalsgefügen (PIANKA 1970; SOUTHWOOD 1980): kleine, kurzlebige Organismen mit früher Geschlechtsreife und schneller Entwicklung sowie kurzer Generationszeit. Sogenannte r-Selektion ist dann zu erwarten, wenn starke, regelmäßige, aber unvorhersagbare Umweltschwankungen regelmäßige Mortalitätsereignisse nach sich ziehen, aber gleichzeitig mit einer hohen Nahrungsverfügbarkeit verknüpft sind (PIANKA 1970; SOUTHWOOD 1980). Solche Umweltbedingungen begünstigen eine hohe Fekundität, frühe Geschlechtsreife und schnelle Entwicklung eines kleinen Organismus. Mit der r-Selektion ist auch *Progenese* verbunden (GOULD 1977). *Progenese* ist die in der Ontogenese zeitlich vorverlegte Reproduktion.

In den Populationen der Stammlinien der Acrosomata, Bilateria und Gastroneuralia (Abb. 2) muss eine erbliche phänotypische Variabilität in bezug auf den *pelago-benthischen Lebenszyklus* (JÄGERSTEN 1972) der Individuen der Populationen dieser Stammlinien existiert haben. Zunächst muss es eine erbliche phänotypische Variabilität der *Habitat-Selektion* der Larven der Individuen der Populationen der Stammlinie der Acrosomata gegeben haben. Während die Individuen der Populationen der Stammlinie der Ctenophora zu einem *rein pelagischen Lebenszyklus* übergegangen sind, haben die Individuen der Populationen der Stammlinie der Bilateria und Radialia (Abb. 2) den ursprünglichen pelago-benthischen Lebenszyklus beibehalten, was man daran erkennen kann, dass die Phoroniden als ursprüngliche Radialia einen pelago-benthischen Lebenszyklus mit einem sessilen Adultus und einer der Propagation dienenden mobilen Larve haben. Die Individuen der Populationen der Stammlinie der Gastroneuralia sind dagegen zu *einem rein benthischen Lebenszyklus* übergegangen.

Der Übergang zu einem rein benthischen Lebenszyklus mit direkter Entwicklung muß durch eine erbliche phänotypische Variabilität zwischen den Individuen der Populationen der Stammlinie der Gastroneuralia in bezug auf den lebenslaufgeschichtlichen Zeitpunkt der Geschlechtsreife und Reproduktion möglich geworden sein. In diesen Populationen – so hypothetisieren wir – gab es in bezug auf die Lebenslaufgeschichte zwei Phänotypen: zum einen Individuen, die während ihrer Lebenslaufgeschichte zweimal geschlechtsreif wurden, einmal in der Juvenilphase und dann noch einmal als sogenannte Adulti; dieses Phänomen der Dissogonie ist z.B. von Ctenophora bekannt. Der zweite Phänotyp wurde durch Progenese (GOULD 1977) nur noch einmal in einem frühen Ontogenesestadium geschlechtsreif. Diese Individuen der Populationen der Stammlinie der Gastroneuralia, die sich unter den r-selektierenden Randbedingungen schließlich nur noch einmal zu einem sehr frühen Ontogenesezeitpunkt reproduziert haben, müssen gegenüber den Individuen mit Dissogonie den nicht zufällig höheren Reproduktionserfolg gehabt haben, also selektionsbegünstigt gewesen sein.

In diesem Zusammenhang ist es wichtig zu berücksichtigen, dass alle Arten der ursprünglichen Gastroneuralia durch eine *direkte Entwicklung* ausgezeichnet sind. Wenn Larven bei den Gastroneuralia auftreten (z.B. die Müllersche oder die Goettesche Larve bei den Polycladida), so sind diese nicht den primären Larven aus dem pelago-benthischen Lebenszyklus der Metazoa, Eumetazoa, Bilateria und Radialia homolog, sondern sind sekundäre Larven (JÄGERSTEN 1972). Vielmehr spricht einiges dafür, dass die Larven des primär pelago-benthischen Ontogeneseverlaufs in der Stammlinie der Gastroneuralia geschlechtsreif geworden sind (Progenese) und damit gewissermaßen ein neuer, sich direkt ohne Larve entwickelter Adultus entstanden ist.

Die Synthese all dieser beobachtbaren Evidenz sowie der hinzugefügten, für die Erklärung der Evolution der Gastroneuralia wichtigen Überlegungen, erlaubt den Schluss, dass die geringe Größe, direkte Entwicklung und der ontogenetisch frühe Fortpflanzungszeitpunkt der ursprünglichen Gastroneuralia ursächlich durch die gravierenden pO_2-Schwankungen in den an nutzbarer

organischer Substanz reichen Sedimenten durch r-Selektion erzwungen wurde. Die Evolution der Gastroneuralia ist demnach mit einem Wechsel im Lebensort und in der Lebensweise verbunden.

3.4. Lebensort- und Lebensweisewechsel in der Evolution der Gastroneuralia

Um die Evolutionsgeschichte von Art-Taxa zu verstehen und zu erklären, muss man ihre Ökologie untersuchen, die das Ergebnis der wirksamen Evolutionsprozesse ist: Während des historischen Ablaufs, den man „Makroevolution“ nennt, d.h. im Verlauf von Anagenese (adaptiver phyletischer Wandel) und Cladogenese (adaptive Radiation) evolvieren vollständig neue Umweltbezüge, neue ökologische Nischen. Nach GÜNTHER (1949, 1950), HUTCHINSON (1957, 1959) und BOCK (1979) versteht man unter der ökologischen Nische einer Art zwei Dimensionssysteme, die organismischen (autozoischen) Dimensionen, die in einem definierten biotischen und abiotischen Umweltausschnitt (dieser bildet die ökischen Dimensionen) „eine Rolle spielen“. Der Deckungsbereich beider Dimensionssysteme wird von GÜNTHER (1950) als ökologische Nische definiert. Die Güte der Passung der Individuen der Populationen einer Art in die für sie spezifischen Umweltbedingungen, ihre Adaptiertheit (Adaptivness), entscheidet über ihre Fitness. Während intraspezifische Konkurrenz zur Nischenerweiterung führen kann, verursacht interspezifische Konkurrenz Nischendifferenzierung. Die Bildung einer Nische setzt 1. ungenutzte, in der Regel nur begrenzt verfügbare Ressourcen als *„ökologische Lizenzen“* (GÜNTHER 1950) und 2. Merkmale als *„organismische Lizenzen“* (OSCHE 1983) voraus, welche die Nutzung der ökologischen Lizenzen ermöglichen. Dabei spielen bereits vorhandene, in einem alten Umweltbezug entstandene Anpassungen, Praeadaptationen, eine Rolle, die in dem neuen Nischenbezug eingesetzt werden, was zu neuen Selektionsszenarien führt. Dabei sind vielfach Verhaltensänderungen „Schrittmacher der Evolution“ (MAYR 1970). Während der Anagenese und Cladogenese bilden „Schrittmacherarten“ „Schlüsselmerkmale“ (organismische Strukturen) aus, die einen Wechsel im Umweltbezug herbeiführen können. Durch einen solchen Wechsel im Umweltbezug können ökologische Nischen entstehen, die wir *ex post faktum* als neue *ökologische Zonen* (GÜNTHER 1950; SIMPSON 1953) erkennen können. Ökologische Zonen erlauben die adaptive Radiation der „Schrittmacherart“. Dabei wird die ökologische Zone in zahlreiche ökologische Nischen „aufgeteilt“. Diesen Vorgang nennt man kurz gesagt Makroevolution; das ist 1. der Ursprung und die langfristig umfassende Änderung von Anpassungen und damit verbunden die Entstehung neuer, gegenüber den alten bemerkenswert unterschiedlicher Umweltbezüge sowie 2. den Ursprung und die adaptive Radiation eines Taxon von höherem kategorialem Rang.

Der historische Übergang vom Grundmuster der Eumetazoa zu dem der Bilateria und schließlich zum Grundmuster der Gastroneuralia ist eine solche makroevolutionäre Ereigniskette. Während dieses Prozesses, der vollständig auf die Mechanismen reduziert werden kann, die für mikroevolutive Veränderungen ursächlich sind (RENSCH 1972), kommt es oft zu einem tiefgreifenden *Lebensort-* und *Lebensweisewechsel.*

Lebensort-Typen umfassen nach RIEDL (1966) „Repräsentanten geschlossener (und aus Anpassungsreihen gleichen Ursprungs hervorgehender) Verwandtschaftsgruppen, welche jeweils weitgehend einheitlich und zumeist nur mehr historisch zu verstehende Bindungen der Gruppenmerkmale an das gemeinsame Biotop aufweisen“. Der ursprüngliche Lebensort der Eumetazoa ist das Hartsubstrat im Litoral urzeitlicher Meere. Durch eine Verhaltensänderung der Larve im pelago-benthischen Lebenszyklus der Individuen der Populationen in der Stammlinie der Bilateria hat spätestens seit der Evolution der Schrittmacherart der Bilateria ein Lebensortwechsel stattgefunden. Die Larven dieser Schrittmacherart änderten ihre Habitat-Selektion und siedelten auf Weichböden, die durch eine hohe Verfügbarkeit ungenutzter Ressourcen, aber auch durch eine geringe O_2-Verfügbarkeit (s.o.) ausgezeichnet waren und sind. Der Lebensort der Phoroniden und die Habitat-Selektion der Actinotrocha-Larve (HERRMANN 1976, 1979) sind dafür Indizien. Während in der Stammlinie der Radialia der Lebensort-Typ beibehalten wurde, ist in den Populationen der Stammlinie der Gastroneuralia ein weiterer neuer Lebensort-Typ entstanden, der *im* Sediment lebende Urgastroneuralier, der durch die Merkmale 1 bis 5 gekennzeichnet war.

Mit dem Lebensortwechsel vom Hart- auf den Weichboden war zunächst kein Lebensweisewechsel verbunden. Der Urbilaterier muss ein sessiler Filtrierer von makroskopischer Dimension (RIEGER et al. 1991) und polypenähnlichem Habitus gewesen sein. Ob schon bei diesem Urbilaterier die Trennung der hydrostatischen Funktion (Coelom) von der verdauenden Funktion (Darm) des Gastrovaskularsystems der Eumetazoa vorgelegen hat, wie es bei den Radialia der Fall ist, bleibt offen. Vielleicht können wir einmal dem *„Ignorabimus“* ein mutiges „wir werden wissen“ entgegensetzen.

In der Stammlinie der Gastroneuralia hat der Lebensortwechsel des Urgastroneuraliers auch zu einem Lebensweisewechsel geführt. Wieder müssen wir davon ausgehen, dass eine Verhaltensänderung die Schrittmacherfunktion bei der Erschließung des ursprünglichen Lebensortes der Gastroneuralier hatte. Die Larven im noch pelago-benthischen Lebenszyklus der Individuen der Populationen der Stammlinie der Gastroneuralia besiedelten das Interstitial mariner Weichböden, wo – wie oben bereits dargestellt – diese Larven durch den Pro-

zess der Progenese zu frühreifen, frei beweglichen Adulti (GOULD 1977) wurden. Die Adaptation an geringe O_2-Verfügbarkeit sowie an dichteunabhängige und unverhersagbare Mortalitätsepisoden reichte jedoch noch nicht aus, um diesen „unwirtlichen", aber ungenutzten Lebensraum zu nutzen. Die Schlüsselart der Gastroneuralia muss die mikrophage Lebensweise ihrer progenen Larve als Adultus beibehalten haben. Dafür spricht, dass alle ursprünglichen Gastroneuralia mikrophag sind; z.B. ernähren sich die Catenulida von Bakterien, Flagellaten und Diatomeen (KAESTNER 1964, S. 230) und die Gastrotricha von Bakterien, Flagellaten, Foraminiferen und Diatomeen (KAESTNER 1964, S. 272). Da wir auch bei den Planulae der Anthozoa, den grundplanähnlichsten Eumetazoa, eine Mundöffnung kennen, dürfen wir annehmen, dass auch die Larve der Stammart der Eumetazoa eine solche hatte. Bei diesem Typ Planula-Larve handelt es sich grundsätzlich um eine Gastrula mit Gastralraum, deren Blastoporus während der Metamorphose als Mundöffnung persistiert (SIEWING 1969). Diese planktotrophen Larven sind durch ein funktionstüchtiges entoblastemales Epithel ausgezeichnet; mit Hilfe der Cilien des Peristoms strudeln diese Larven Nano- und Mikroplankton in ihre Mundöffnung (NYHOLM 1943). Damit ist naheliegend, dass die Schlüsselart der Gastroneuralia an die mikrophage Lebensweise präadaptiert war.

Zur Lebensweise gehört auch der Fortpflanzungsmodus. Der Fortpflanzungsmodus der Cnidarier, Ctenophoren, Phoroniden, Echinodermen und Ascidien ist die *äußere Besamung*. Das spricht sehr stark dafür, dass die Individuen der Populationen der Stammlinie der Eumetazoa-Bilateria-Radialia-Deuterostomia-Chordata durch den ursprünglichen Fortpflanzungsmodus der *äußeren Besamung* gekennzeichnet waren. Der Begriff äußere Besamung beschreibt im hier besprochenen Zusammenhang die ungezielte Abgabe von Keimzellen ins freie Wasser. Dabei findet die Syngamie sozusagen „fernab" der Elterntiere statt. Organismen mit solchermaßen äußerer Besamung sind gezwungen, die Verbindung zum freien Wasserkörper zu erhalten. Mit dem Fortpflanzungsmodus der äußeren Besamung ist daher ein Lebensortwechsel, wie er in der Stammlinie der Gastroneuralia stattgefunden hat, nicht zu vollziehen. Es ist leicht einzusehen, dass die ungezielte Abgabe von Eizellen und Spermien in die Umgebung bei Bewohnern des Interstitials aufgrund stark reduzierter Begegnungswahrscheinlichkeit der Keimzellen den Reproduktionserfolg von Individuen mit äußerer Besamung an diesem Lebensort stark mindern würde. Um den Lebensortwechsel in das Interstitial mariner Weichböden vollziehen zu können, mussten die Individuen der Populationen der Stammlinie der Gastroneuralia zunächst einen an diesen Lebensort angepassten Fortpflanzungsmodus entwickeln.

3.5. Lebensort-Typ und Fortpflanzungsmodus

Unter den Randbedingungen des von den ursprünglichen Gastroneuralia genutzten Lebensortes sind solche Individuen selektionsbegünstigt, die ihre Spermien möglichst nahe an die Eier des Paarungspartners heranbringen. Die anagenetisch „vollkommenste" Lösung dieses Problems ist die auf eine Kopulation folgende *innere Besamung*. Dieser Begriff der *inneren Besamung* beschreibt jedoch keinen einheitlichen, im Tierreich homologen Merkmalskomplex. Vielmehr ist der Komplex *„Kopulation mit nachfolgender innerer Fertilisation"* bei den Metazoa vielfach unabhängig entwickelt worden. Und so kann der Merkmalskomplex *„innere Besamung"* auch keine Autapomorphie der Gastroneuralia sein. Während die ursprünglichen Gruppen der Euspiralia noch den ursprünglichen Fortpflanzungsmodus der äußeren Besamung aufweisen, sind die ursprünglichen Gruppen der Nemathelminthes und Spiralia (sensu AHLRICHS 1975; Abb. 1) durch eine innere bzw. quasi innere Besamung ausgezeichnet.

Der anagenetische Schritt zur inneren Besamung macht eine Kopulation der Geschlechtspartner notwendig. Eine „echte" Kopulation, d.h. eine Vereinigung der Genitalarmaturen und nachfolgende Injektion von Spermien in den weiblichen Genitalsitus wurde aber erst möglich, nachdem bereits komplizierte Partnerfindungs-, Partnererkennungs- und Paarungsmechanismen entwickelt worden waren. Die Merkmalskomplexe Partnerfindung und -erkennung sind mögliche Autapomorphien der Gastroneuralia. Die Validität dieser Hypothese gilt es in Zukunft zu prüfen.

Die innere Besamung wird bei den ursprünglichen Vertretern der Gastroneuralia, nachdem die Individuen der Populationen der Stammlinie Partnerfindungs- und -erkennungsmechanismen entwickelt hatten, auf konvergentem Wege durch „parallele evolutive Vervollkommnung" (REGENFUSS 1975) erreicht. Die Art und Weise, wie bei den Macrodasyiden, ursprünglichen Gastrotrichen (REMANE 1936), die Spermien übertragen werden, ist sehr vielfältig. Das spricht für die konvergente Entwicklung der inneren Besamung auch in dieser Gruppe. Betrachten wir ein Beispiel etwas näher. Bei dem protantrischen Zwitter (die ursprünglichen Gastroneuralia haben den Hermaphroditismus aus der Stammlinie Metazoa-Eumetazoa-Bilateria beibehalten; SAUER 1996) *Dactylopodola baltica* wird zunächst bei einem männlich gestimmten Individuum an der rechten Körperseite eine Ausstülpung, die Spermatophore, gebildet, in welche die Spermien einwandern. Diese Spermatophore wird auf ein Individuum, welches sich in der weiblichen Phase befindet, übertragen (TEUCHERT 1968). Hat ein männlich gestimmtes Individuum dieser Art ein weiblich gestimmtes gefunden und erkannt, dann heftet es die Spermatophore genau an der Stelle

an, wo das weiblich gestimmte Individuum in seiner männlichen Phase seine Spermien gebildet hatte. Die Spermien dringen dann an dieser Stelle in den Körper ein und wandern zu den Eiern (TEUCHERT 1968).

Für unsere Überlegungen ist die Tatsache, dass bei Gastrotrichen die Eier nach der Fertilisation durch Ruptur der Körperwand abgegeben werden (TEUCHERT 1968) besonders interessant. Das erinnert an den Modus der Abgabe von Keimzellen bei Cnidaria und Ctenophora. Dieser Befund spricht sehr stark dafür, dass die Gastrotrichen neben der Entwicklung neuer auch ursprüngliche Merkmale des Fortpflanzungsverhaltens aus den Grundmustern der Eumetazoa-Bilateria beibehalten haben. Auch bei den Catenuliden werden die Eier nach der Besamung durch Ruptur der Körperwand entlassen (KARLING 1974; EHLERS 1985), d.h. auch die ursprünglichen Spiralia haben – wie die ursprünglichen Nemathelminthen – alte Merkmale des Fortpflanzungsverhaltens aus den Grundmustern der Eumetazoa-Bilateria beibehalten. Bei den ursprünglichen Nemathelminthes und Spiralia umhüllen keine speziellen Wandzellen die Keimlager (HENDELBERG 1983; EHLERS 1985), was an das Grundmuster der Eumetazoa erinnert. Sowohl innerhalb der Nemathelminthen, vor allem aber bei den Spiraliern, wird die innere Besamung, verbunden mit immer komplexer werdenden Genitalsitus, erreicht.

Den ursprünglichen Gastroneuralia muss es trotz der Beibehaltung ursprünglicher Merkmale des Fortpflanzungsverhaltens aus dem Grundmuster der Eumetazoa schon sehr früh auf verschiedenen Wegen gelungen sein, die innere Besamung zu erreichen. Das bedeutet, dass die Individuen der Populationen der Stammlinie der Gastroneuralia schon sehr früh Partnerfindungs- und Partnererkennungsmechanismen entwickelt haben müssen. Das ermöglichte ihnen eine *„quasi innere"* Besamung ihrer Eier; sie gaben ihre Keimzellen wahrscheinlich in unmittelbarem Körperkontakt ins freie Wasser ab. Dieses Verhalten könnte die Praeadaptation zur Nutzung des Interstitials mariner Weichböden, dem Lebensort der ursprünglichen Gastroneuralia, gewesen sein.

Die Evolution der Merkmale 4 und 5 der ursprünglichen Gastroneuralia (Abb. 2), das gegenüber den Cnidariern und Phoroniden viel komplexere Nervensystem, steht wahrscheinlich mit dem Erwerb von Partnerfindungs- und Partnererkennungsmechanismen in ursächlichem Zusammenhang. Solche Mechanismen setzen eine entsprechende Sensorik und neurale Informationsverarbeitung voraus.

3.6. Konsequenzen der Änderung des Fortpflanzungsmodus der Gastroneuralia für ihre adaptive Radiation

Innere Fertilisation erlaubt auch Spermienspeicherung und macht wiederholte Paarungen möglich, ehe die ersten Eier besamt und abgelegt werden. Das führt zwangsläufig zur Konkurrenz der Spermien verschiedener Spermienerzeuger um die begrenzt verfügbaren und besambaren Eier (PARKER 1970), was wiederum Wirkungen der *sexuellen Komponente der Selektion* verursacht.

Bevor wir auf die bis heute stark unterschätzte Bedeutung der sexuellen Komponente der Selektion für die Steigerung der Geschwindigkeit der ökologisch-adaptiven Differenzierung (SAUER 1996) während der adaptiven Radiation einer Gruppe zu sprechen kommen, müssen wir kurz auf die Verknüpfung der Inhalte der Konzepte Selektion, natürliche Selektion und sexuelle Selektion eingehen. Generell ist Selektion nicht zufällig differentielle Zygotenbildung bzw. Reproduktion verschiedener Individuen einer Population. Dabei bezieht sich der Ausdruck *„nicht zufällig"* auf die selektionsverursachende phänotypische Varianz und ihre Heritabilität. FISHERS (1930) *fundamentales Theorem der Selektion* besagt, dass die Änderungsrate eines Merkmals zu jeder Zeit der diesem Merkmal zugrunde liegenden additiven genetischen Varianz proportional ist. Worin liegt der heuristische Wert einer weiteren Differenzierung der generellen Wirkung der Selektion in eine *natürliche* und eine *sexuelle Wirkungskomponente*? DARWIN (1859) hat das Konzept der natürlichen Selektion entwickelt, um mechanistisch zu erklären, wie sich Merkmale in Populationen über Generationen hinweg graduell verändern. Dabei hat er nicht immer strikt zwischen Überlebens- und Fortpflanzungserfolg unterschieden. Ihm war jedoch als erstem klar geworden, dass die unterschiedliche erbliche phänotypische Ausprägung von Merkmalen ihre Träger zu unterschiedlich guter Auseinandersetzung mit ihrer Umwelt befähigt (Kampf ums Dasein), was letztlich dazu führt, dass in einer Population „besser" angepasste Phänotypen häufiger, „schlechter" angepasste hingegen seltener wurden. Dieses Ergebnis unterschiedlichen individuellen Erfolgs hat DARWIN (1859) *„natürliche Auslese"* genannt. Das Konzept der *„sexuellen Selektion"* hat DARWIN (1859, 1871) entwickelt, da gewisse Besonderheiten in der Fortpflanzungsbiologie der Tiere sich einer mechanistischen Erklärung durch sein Konzept der *natürlichen Selektion* (1859) entzogen. Mit dem *Konzept der sexuellen Selektion* suchte DARWIN (1859, 1871) dem Dilemma zu entkommen, dass die meist männlichen Träger von extravaganten Strukturen durch die Wirkung der natürlichen Selektion Erfolgsminderungen zu erwarten haben. Einen Ausweg sah Darwin darin, dass die Träger solcher extravaganten Merkmale, wie z.B. das Schwanzgefieder des Pfaus, durch eine höhere Attraktivität für die Weibchen einen höheren Fortpflanzungserfolg erzielen sollten, um dadurch wiederum den durch die Wirkung der natürlichen Selektion erzwungenen Nachteil zu kompensieren (DARWIN 1872, S. 64): „Diese Form der Selektion wird nicht durch den Kampf ums Dasein in be-

zug auf andere Lebewesen oder äußere Bedingungen verursacht, sondern durch die Fortpflanzungskonkurrenz zwischen den Individuen des einen Geschlechts, im allgemeinen des männlichen, um den Besitz des anderen Geschlechtes" (übersetzt von den Verfassern). Diese nicht zufällig differentielle Konkurrenzüberlegenheit beim Partnergewinn hat DARWIN (1871, 1872) *„sexuelle Selektion"* genannt.

Die Theorie der Lebenslaufgeschichte besagt, dass sich Individuen zu jedem Zeitpunkt ihres Lebenslaufes so verhalten müssen, dass sie am Ende eine maximal mögliche Zahl von Nachkommen erzielen. Auf diesem Weg müssen die Individuen verschiedene ökologische Probleme lösen, d.h. Selektionsfilter passieren. Alle biotischen und abiotischen Widerstände der Umwelt, welche *nicht zufällig differentielles Überleben und/oder nicht zufällig differentiellen Ressourcengewinn* bewirken, sind Faktoren, welche natürliche Selektion verursachen. Haben die Individuen schließlich den Reproduktionszeitpunkt erreicht, wird durch *nicht zufällig differentiellen Paarungspartnergewinn* die sexuelle Komponente der Selektion wirksam. Die nicht zufällig differentielle Reproduktion bzw. Zygotenbildung (Selektion) ergibt sich also aus dem nicht zufällig differentiellen Überleben und dem nicht zufällig differentiellen Ressourcengewinn, der in Reproduktion investiert werden kann (natürliche Komponente der Selektion) und dem nicht zufällig differentiellen Partnergewinn (sexuelle Komponente der Selektion).

Unter dem hier behandelten Gesichtspunkt der kausalen Erklärung von phylogenetischen Mustern und der ihnen zugrunde liegenden Mechanismen der ökologischen Differenzierung ist von besonderem Interesse, dass LANDE (1982) die Möglichkeit untersucht hat, ob entlang von Merkmalsklinen Artbildung durch die Wirkung der sexuellen Komponente der Selektion möglich ist. Er zeigte, dass es durch den Fisher-Prozess grundsätzlich möglich ist, dass sich parapatrische Populationen in verschiedene Richtungen entwickeln und dadurch starke Unterschiede in *Geschlechtspartner-Erkennungssystemen* herausbilden, die schließlich zu neuen Arten führen können.

Im Zusammenhang mit der ökologischen Differenzierung einer Art während des Prozesses der Radiation ist das Indikator-Modell (ZAHAVI 1975; MAYNARD-SMITH 1991; IWASA et al. 1991) der sexuellen Selektion besonders wichtig. Modelle dieses Mechanismus gehen davon aus, dass die „Pracht" der extravaganten Merkmale mit der Güte der Angepasstheit ihrer Träger korreliert. Die Weibchen erkennen also am sexuellen Signal (Indikator) die genetisch-ökologische Qualität ihres potentiellen Partners. Dadurch wird der Einfluss des Zufalls bei der Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Gene, der bei äußerer Besamung extrem hoch ist, sehr stark reduziert. Durch die Wirkung der sexuellen Komponente der Selektion wird die ökologisch-adaptive Differenzierung von Arten stark beschleunigt (SAUER 1996).

Artengruppen, deren Mitglieder starker sexueller Selektion unterliegen, sind in der Regel artenreicher, also ökologisch stärker differenziert, als solche, deren Mitglieder im wesentlichen der natürlichen Komponente der Selektion unterliegen (SAUER 1996). Während von den Nemathelminthen (sensu AHLRICHS 1995) etwa 17.000 Arten bekannt sind, kennen wir von den Spiraliern (ohne Arthropoden) ca. 160.000 Arten. Die Arthropoden mit komplizierten Partnerwahlmechanismen haben alleine über zwei Millionen Arten hervorgebracht. Von den „Tentaculata" und Echinodermata, zwei subordinierten ursprünglichen Taxa der Radialia, sind insgesamt lediglich 12.000 Arten bekannt.

Dieser grobe Vergleich der Artenzahlen macht den Zusammenhang deutlich, der zwischen der ökologischen Differenzierung (Artenzahl) eines Taxon und dem Ausmaß der in den Populationen seiner Mitgliedsarten wirksamen sexuellen Komponente der Selektion besteht (SAUER 1996).

Arten, die starker sexueller Selektion unterliegen, sollten weniger gefährdet sein, auszusterben. Für diese Hypothese haben wir einen indirekten Hinweis. Die Mitglieder der basalen Gruppen der Radialia haben alle eine äußere Besamung. Die Wirksamkeit der sexuellen Komponente der Selektion ist also in diesen Gruppen äußerst gering. Die „Fremdheit", mit der die Gruppen der „Tentaculata", Echinodermata, „Hemichordata" und Tunicata nebeneinander stehen, lässt eine genealogische Verbindung nur schwer erkennen und macht wahrscheinlich, dass von der adaptiven Radiation der basalen Radialia nur artenarme Restgruppen überlebt haben. Die Mehrzahl muss ausgestorben sein. Leider gibt es dazu keinen Hinweis im Fossilbericht. Diese beobachtbare Realität unterstreicht erneut die Notwendigkeit einer *erklärenden (evolutiven) Phylogenetik,* d. h. die Berücksichtigung der wirksamen Mechanismen bei der historisch-narrativen Erklärung der Phylogenie einer Gruppe.

4. EPILOG

Die funktional-adaptive Analyse (BOCK 1981) der Merkmale, durch welche die ursprünglichen Vertreter der Gastroneuralia (= Nemathelminthes + Spiralia, sensu AHLRICHS 1995) ausgezeichnet sind (Merkmale 1 bis 5; Abb. 1), legt nahe, die Nemathelminthes und Spiralia auf eine gemeinsame Stammlinie zurückzuführen, wie es AHLRICHS (1995) mit seinem *Gastroneuralia-Konzept* vorgeschlagen hat.

Durch die Synthese der beobachtbaren Tatsachen und der erzählend hinzugefügten, für die Beantwortung der Frage *„Warum gibt es Gastroneuralia?"* wichtigen Be-

funde und Überlegungen, ist es nicht gelungen, das Gastroneuraliakonzept von AHLRICHS (1995) zu falsifizieren. Allerdings muss hier ausdrücklich angemerkt werden, dass die Hypothese von AHLRICHS (1995), die Schlüsselart der Gastroneuralia hätte ihren millimetergroßen, kurzen, wurmförmigen und äußerlich nicht weiter untergliederten Körperhabitus aus dem Grundmuster der Bilateria übernommen, entschieden zurückgewiesen werden muss. Diese Auffassung AHLRICHS (1995) ist durch die mehrheitlich vertretene und akzeptierte Auffassung belastet, der Urbilaterier sei ein Organismus von millimetergroßem Habitus und direkter Entwicklung (Zusammenstellung der relevanten Literatur siehe bei RIEGER et al. 1991). Wir teilen hier vielmehr die Auffassung von RIEGER et al. (1991), dass die Stammart der Bilateria ein Organismus mit pelago-benthischem Lebenszyklus und einer acoelomaten, kurzlebigen Larve von mikroskopischer Dimension gewesen sein muss. Aus einer solchen Larve mit Mundöffnung und Gastralraum (SIEWING 1969; NYHOLM 1943) entwickelte sich in der Ontogenese ein (vielleicht coelomater, s.o.) sessiler Filtrierer von makroskopischer Dimension (cm-Bereich).

Die Frage *„Warum gibt es Gastroneuralia?"* beantworten wir auf folgende Weise: Die mikroskopische Körpergröße, die direkte Entwicklung sowie die ontogenetisch frühe Geschlechtsreife und der damit verbundene ontogenetisch frühe Fortpflanzungszeitpunkt des Urgastroneuraliers wurde durch einen Lebensortwechsel der Larve eines ursprünglich noch pelago-benthischen Lebenszyklus in eine r-selektierende Umwelt erzwungen. Dem Lebensortwechsel ging also eine Verhaltensänderung, die Habitat-Selektion der Larve betreffend, voraus. Mit dem Habitatwechsel in das Sediment gelangte die Larve in einen an ungenutzten Ressourcen reichen Lebensort. Das r-selektierende Umweltszenario an diesem Lebensort wurde von unvorhersagbaren pO_2-Schwankungen und damit verbundenen unvorhersagbaren und dichteunabhängigen Mortalitätsepisoden bestimmt. Dieser Lebensortwechsel des Urgastroneuraliers in das Sediment mariner Weichböden, wo äußere Besamung (der ursprüngliche Fortpflanzungsmodus der Bilateria) aufgrund der reduzierten Begegnungswahrscheinlichkeit der Keimzellen selektionsbenachteiligt sein muss, war den Individuen der Populationen der Stammlinie der Gastroneuralier nur durch den Erwerb von Partnerfindungs- und Partnererkennungsmechanismen möglich geworden. Diesen Merkmalskomplex der Partnerfindung hypothetisieren wir als Schlüsselmerkmal (Autapomorphie) der Gastroneuralia.

Dieser Merkmalskomplex der Partnerfindung war das präadaptive Plateau (OSCHE 1962), von dem aus die Individuen der Populationen der Stammlinie der Gastroneuralia durch Ablaichen auf kleinstem Raum zunächst zur *„quasi internen"* Besamung ihrer Eier gelangten. Das änderte das Selektionsszenario. Durch parallele Vervollkommnung wurde dann in den verschiedenen Gruppen die *„innere Besamung"* durch die Entwicklung der unterschiedlichsten Genitalsitus erreicht. Die Evolution eines dorsofrontalen Cerebralganglions, verbunden mit mehreren Längsnervensträngen, von denen zwei ventrolateral gelegene besonders auffallen (Merkmale 4 und 5), dürfte in ursächlichem Zusammenhang mit der umfangreiche Informationsverarbeitung notwendig machenden Partnerfindung und –erkennung stehen. Partnerfindung und –erkennung sowie „quasi innere" bzw. „innere" Besamung waren zwingende Voraussetzungen zur Bildung der *ökologischen Zone der Gastroneuralia.*

Danksagung. Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Günther Osche, Freiburg, danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und für zahlreiche wertvolle Hinweise. Frau Monika Schmied sind wir für ihre sorgfältige Reinschrift des Manuskriptes zu besonderem Dank verpflichtet.

LITERATUR

AHLRICHS, W. H. (1995): Ultrastruktur und Phylogenie von *Seison nebeliae* (Grube 1859) und *Seison annulatus* (Claus 1876). Hypothesen zur phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Bilateria. Diss. Universität Göttingen, Cuvillier Verlag Göttingen.

ATKINSON, H. J. (1976): The Respiratory Physiology of Nematodes. Pp. 243–272 in: CROLL, N. A. (ed.): The Organisation of Nematodes. Academic Press, New York.

ATKINSON, H. J. (1980): Respiration in nematodes. Pp. 101–142 in: ZUCKERMANN, B. N. (ed.): Nematodes as Biological Models, Vol. 2. Academic Press, New York.

AX, P. (1984): Das phylogenetische System. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, New York.

AX, P. (1995): Das System der Metazoa I. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena und New York.

BARTOLOMAEUS, T. (1993): Die Leibeshöhlenverhältnisse und Nephridialorgane der Bilateria-Ultrastruktur, Entwicklung und Evolution. Habilitationsschrift, Georg-August-Universität Göttingen.

BENTON, M. J. & AYALA, F. J. (2003): Dating the Tree of Life. Science, Vol. **300:** 1698–1700.

BOADEN, P. J. S. (1975): Anaerobiosis, Meiofauna and early metazoan. Zoologica Scripta **4:** 21–24.

BOADEN, P. J. S. (1977): Thiobiotic Facts and Fancies (Aspects ot the Distribution and Evolution of Anerobic Meiofauna). Mikofauna Meeresboden **61:** 45–63.

BOADEN, P. J. S. & PLATT, H. M. (1971): Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community. Thalassia Jugoslavica **7:** 1–12.

BOADEN, P. J. S. & ERHAG, E. A. G. (1984): Meiobenthos and the oxygen budget of intertidal sand beach. Hydrobiologia **118:** 39–47.

BOCK, W. J. (1981): Functional-Adaptive Analysis in Evolutionary Classification. American Zoologist **21:** 5–20.

BOCK, W. J. (1979): The synthetic explanation of macroevolutionary change – a reductionistic approach. Bulletin the Carnegie Museum of Natural History **13:** 20 – 69.

BOCK, W. J. & VON WAHLERT, G. (1963): Two evolutionary theories – a discussion. British Journal for the Philosophy of Sciences **14:** 140–146.

BULLOCK, T. H. & HORRIDGE, G. A. (1965): Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates. W. H. Treeman and Co., San Francisco - London.

BRYANT, C. (ed., 1991): Metazoan Life without Oxygen. Chapman and Hall, London etc.

DARWIN, C. (1859): On the Origin of Species by Means of Natural Selection on the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. Murray, London.

DARWIN, C. (1871): The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. 1st ed. Murray, London.

DARWIN, C. (1872): The Origin of Species by Means of Natural Selection. 6th ed. Murray, London.

EHLERS, U. (1985): Das Phylogenetische System der Plathelminthes. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart - New York.

FENCHEL, T. M. & RIEDL, R. J. (1970): The Sulfid System: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. Marine biology **7:** 255–268.

FENCHEL, T. M. & FINLAY, B. J. (1995): Ecology and Evolution in Anoxic Worlds. Oxford University Press, Oxford etc.

FISHER, R. A. (1930): The Genetical Theory of Natrual Selection. Clarendon Press, Oxford.

GOULD, S. J. (1987): Ontogeny and Phylogeny. The Belknap Press, Harvard University Press. Cambridge, Mass. - London.

GÜNTER, K. (1949): Über Evolutionsfaktoren und die Bedeutung des Begriffs ökologische Lizenz. Pp. 23-54 in MAYR, E. & SCHÜZ, E. (eds.) Ornithologie als biologische Wissenschaft. Festschrift Stresemann. C. Winter Universitätsverlag, Heidelberg.

GÜNTHER, K. (1950): Ökologische und funktionelle Anmerkungen zur Frage des Nahrungserwerbs bei Tiefseefischen mit einem Exkurs über die ökologischen Zonen und Nischen. Pp. 55-93 in GRÜNEBERG, H. & ULRICH, W. (eds.): Moderne Biologie. Festschrift Nachtsheim. F. W. Peters, Berlin.

HEMPEL, C. G. (1965): Aspects of scientific explanation. The Free Press, New York.

HEMPEL, C. G. (1977): Aspekte wissenschaftlicher Erklärung. Walter de Gruyter, Berlin - New York.

HENDELBERG, J. (1983): Plathelminthes-Turbellaria. Pp. 75–104 in: ADIYODI, K. G. & ADIYODI, R. G. (eds.): Reproductive biology of Invertebrates. Vol. 2: Spermatogenesis and sperm function. J. Wiley and Sons Ltd. Chicester.

HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. Verlag Paul Parey, Berlin - Hamburg.

HERRMANN, K. (1976): Untersuchungen über Morphologie, Physiologie und Ökologie der Metamorphose von *Phoronis mülleri* (Phoronida). Zoologische Jahrbücher Anatomie **95:** 354–426.

HERRMANN, K. (1979): *Pharonis psammophila* Cori (Phoronida, Tentaculata): Larvenentwicklung und Metamorphose. Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen **32:** 550–581.

HILL, A. V. (1929): The diffusion of oxygen and lactic acid through tissues. Proceedings of the Royal Society B **104:** 39–96.

HOGUE, E. W. (1978): Spatial and temporal dynamics of a subtidal estuarine gastrotrich assemblage. Marine Biology **49:** 211–222.

HUMMON, W. D. (1972): Dispersion of Gastrotricha in a marine beach of the San Juan Archipelago, Washington. Marine Bulletin **16:** 349–355.

HUTCHINSON, G. E. (1957): Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology **22:** 415–427.

HUTCHINSON, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? American Naturalist **93:** 145–159.

IWASA, Y., POMIANKOWSKY, A. & NEE, S. (1991): The evolution of costly mate preferences. II. The "handicap" principle. Evolution **45:** 1431–1442.

JÄGERSTEN, G. (1955): On the early phylogeny of the Metazoa. Zoologiska Bidrag från Uppsala **39:** 321–354.

JÄGERSTEN, G. (1972): Evolution of the Metazoan Life Cycle. Academic Press, London - New York.

KAESTNER, A. (1964): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Bd. I: Wirbellose. 1. Teil. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

KARLING, T. G. (1974): On the anatomy and affinities of the turbellarian orders. Pp. 1 – 16 in RISER, N. W. & MORSE, M. P. (eds.): Biology of the Turbellaria. McGraw-Hill Co, New York.

KASTING, J. F. HOLLAND, H. D. & KUMP, L. R. (1992): Atmospheric Evolution: the Rise of Oxygen. Pp. 159–163 in: SCHOPF, J. W. & KLEIN, C. (eds.): The Proterozoic Biosphere. A multidisciplinary Study. Cambridge University Press, Cambridge, England.

LANDE, R. (1982): Rapid origin of sexual isolation in character convergence in a cline. Evolution **36:** 213–223.

LASSERRE, P. & RENAUD-MORNANT, J. (1973): Resistance and respiratory physiology of intertidal meiofauna to oxygen-deficiency. Netherlands Journal of Sea Research **7:** 290–302.

MASTERMAN, A. T. (1898): On the theory of archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the coelomata. Proceedings of the Royal Society **22:** 270–310.

MAYNARD SMITH, J. (1991): Theories of sexual selection. Trends in Ecology and Evolution **6:** 146–214.

MAYR, E. (1970): Evolution und Verhalten. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft **64:** 322–336.

NAGEL, E. (1961): The structure of science. Harcourt, Brace and World, New York.

NICHOLAS, W. L. (1984): The Biology of Free-Living Nematodes. 2nd. ed., Oxford University Press, Oxford.

NICHOLAS, W. L. (1991): Interstital Meiofauna. Pp. 129–145 in: BRYANT, C. (ed.): Metazoan life without oxygen. Chapman and Hall, London etc.

NYHOLM, K. G. (1943): Zur Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Ceriantharien und Aktinien. Zoologiska Bidrag från Uppsala **22:** 85–248.

OSCHE, G. (1962): Das Praeadaptionsphänomen und seine Bedeutung für die Evolution. Zoologischer Anzeiger **162:** 14–49.

OSCHE, G. (1973): Das Homologisieren als eine grundlegende Methode der Phylogenetik. Aufsätze und Reden der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft **24:** 155–165.

OSCHE, G. (1983): Die Sonderstellung des Menschen in evolutionsökologischer Sicht. Nova acta Leopoldina NF **55:** Nr. 253, 57–72.

OSCHE, G. (2002): Gerd von Wahlert and the German Evolutionary Biology from 1950 – 1970 – a Companion's

Perspective. Bonner zoologische Monografien **50:** 7–23.

OTT, J. AND SCHIEMER, F. (1973): Respiration and anaerobiosis of free-living nematodes from marine and limnic sediments. Netherlands Journal of Sea Research **7:** 233–243.

PARKER, G. A. (1970): Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biological Reviews **45:** 525–567.

PIANKA, E. R. (1970): On r- and K-selection. American Naturalist **104:** 592–597.

REGENFUSS, H. (1975): Die Antennen-Putzeinrichtung der Adephaga (Coleoptera), parallele evolutive Vervollkommnung einer komplexen Struktur. Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung **15:** 278–299.

REISE, K. & AX, P. (1979): A Meiofaunal "Thiobios" Limited to the Anaerobic Sulfid System of Marine Sand Does Not Exist. Marine Biology **54:** 225–237.

REMANE, A. (1936): Gastrotricha und Kinorhyncha. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 4. Bd., II. Abt., 1. Buch, 2. Teil, Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.

REMANE, A. (1950): Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft Mainz 1949: 16–23.

RENSCH, B. (1972): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 3. erw. Aufl., Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

RIEDL, R. (1966): Biologie der Meereshöhlen. Verlag Paul Parey. Hamburg - Berlin.

RIEGER, R. M., HASZPRUNAR, G. & SCHUCHERT, P. (1991): On the origin of the Bilateria: traditional views and recent alternative concepts. Pp. 107-112 in SIMONETTA, A. M. & CONWAY MORRIS, S. (eds.): The early evolution of Metazoa and the significance of problematic taxa. Cambridge University Press, Cambridge - New York.

SAUER, K. P. (1996): Sexuelle Selektion und ökologische Differenzierung. Journal of zoological Systematics and evolutionary Research **34:** 235–249.

SAUER, K. P. & HOCH, M. (2002): Evolution des Nervensystems. Anästhesiologie, Intensivmedizin, Notfallmedizin, Schmerztherapie **37:** 305–313.

SIEWING, R. (1969): Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Verlag Paul Parey. Hamburg - Berlin.

SIEWING, R. (1980): Das Archicoelomatenkonzept. Zoologische Jahrbücher Anatomie **103:** 439–482.

SIMPSON, G. G. (1953): The major features of Evolution. Columbia University Press, New York.

SOUTHWOOD, T. R. E. (1980): Bionomische Strategien und Populationsparameter. Pp. 25-45 in: MAY, R. M. (ed.): Theoretische Ökologie. Verlag Chemie, Weinheim - Basel.

SZALAY, F. S. & BOCK, W. J. (1991): Evolutionary theory and systematics: relationship between process and pattern. Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung **29:** 1–39.

TEUCHERT, G. (1968): Zur Fortpflanzung und Entwicklung der Macrodasyoidea (Gastrotricha). Zeitschrift für Morphologie der Tiere **63:** 343–418.

WIESER, W., OTT, J., SCHIEMER, F. & GNAIGER, E. (1974): An ecophysiological study of some meiofauna species inhabiting a sandy beach at Bermuda. Marine Biology **26:** 235–248.

ZAHAVI, A. (1975): Mate selection – a selection for a handicap. Journal of Theoretical Biology **53:** 205–214.

Anschrift der Autoren: Klaus Peter SAUER (korrespondierender Autor, kpsauer@uni-bonn.de) & Harald KULLMANN, Institut für Evolutionsbiologie und Ökologie, Rheinisch-Westfälische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, An der Immenburg 1, D-53121 Bonn, Germany